Les espèces actuelles et fossiles du genre Pycnodonta *F. de W.* — I. Pycnodonta hyotis *(L.)*

Par Gilbert Ranson.

1° Caractères génériques.

Dans mon travail sur les huîtres et le calcaire [1], j'ai fixé les caractéristiques essentielles de ce genre, parfaitement défini par la charnière double de la prodissoconque, la structure vacuolaire des couches crayeuses et les canclures marginales antérieures des valves de l'adulte. Il ne m'est pas possible de donner ici la synonymie concernant les espèces ni les localités où elles ont été récoltées, ni les photographies exprimant l'extraordinaire polymorphisme de beaucoup d'entre elles. On trouvera tous ces compléments dans le travail d'ensemble publié plus tard.

Le *Mytilus hyotis* de Linné est un Pycnodonte. On ne l'avait pas encore soupçonné. On avait cependant signalé, depuis longtemps, sur les bords des deux valves, aux extrémités de la ligne cardinale de l'adulte, la présence de longues canelures plus ou moins rectilignes et parfois bifurquées. Elle possède en effet la charnière typique du genre *Pycnodonta* tel que l'a défini Fischer de Waldheim (Fig. 1 et 2). D'autre part, Rumphius en 1705 [2], la décrivant pour la première fois, sous le nom d'*Ostreum plicatum majus*, semble bien avoir eu son attention attirée par la structure spéciale de sa coquille, lorsqu'il dit : « Die Haut der Schaale aber sichet aussenwendig der corallensteinen nicht ungleich. » Elle possède, en effet, des chambres crayeuses à structure vacuolaire (Fig. 3). Celles-ci, parfois très épaisses et mises à nu extérieurement, par perte de la couche prismatique, lui donnent un aspect particulier, propre aux seuls Pycnodontes.

La prodissoconque (Fig. 4) mesure 0 mm. 323 sur 0 mm. 323 ; elle a une charnière double, typique du genre. La Fig. 5 représente la position de la dissoconque naissante (valve droite) par rapport à la prodissoconque. La nouvelle charnière prend naissance approximativement entre les deux moitiés primitives, mordant cependant un

1. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e sér., t. XIII, 1941.
2. Rumphius, 1711, Thesaurus..., tab. XLVII, fig. C ; et 1765, Amboin. Raritäten-Kammer, p. 153, (trad. de 1705).

peu sur la ventrale. Le capuchon céphalique, au lieu de remplir la cavité de la prodissoconque par de la substance crayeuse, comme cela a lieu chez beaucoup d'autres huîtres, l'obture en sécrétant une

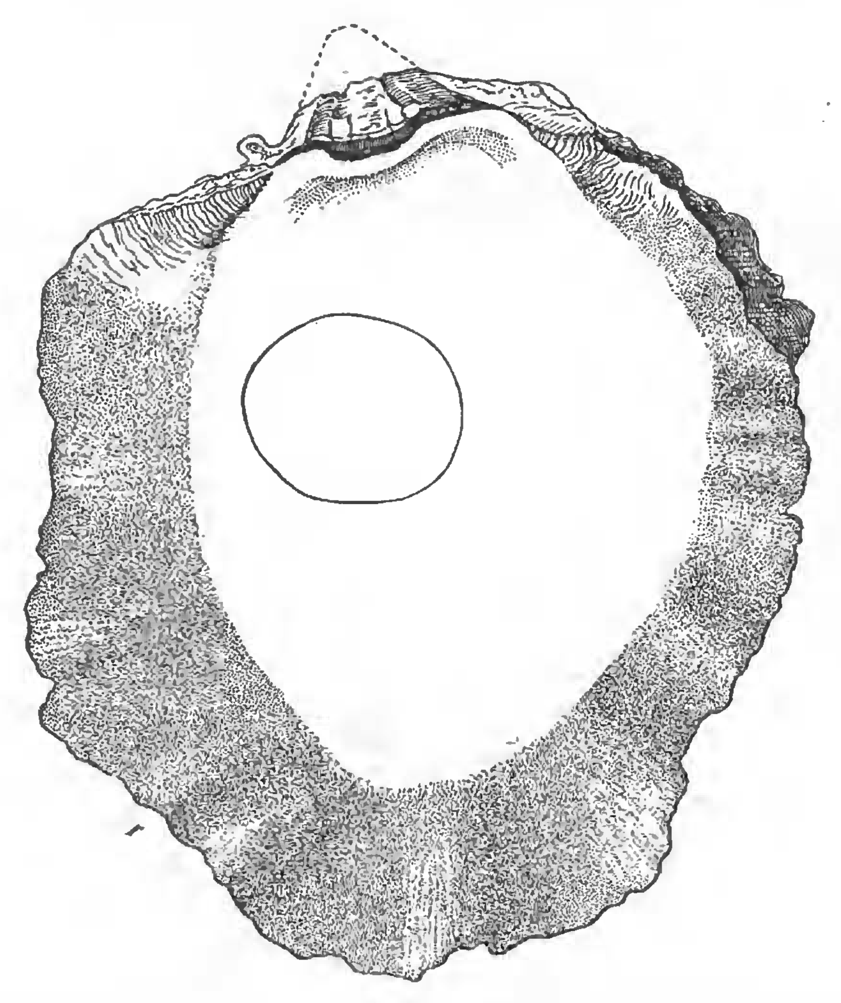


Fig. 1. — Valve gauche de *P. hyotis* (L.). Exemplaire jeune à limbe marginal très large recouvert de substance crayeuse vacuolaire ; impression musculaire ronde, large dorsale et antérieure ; canelures sur la coquille, de chaque côté de la ligne cardinale (grand. nat., réd. 1/3).

membrane calcaire transversale ; ce fait me semble jusqu'ici être également caractéristique du genre. Dès le début de la sécrétion de la dissoconque, on voit apparaître des couches crayeuses vacuolaires dans l'épaisseur des deux valves.

2° Relations entre les particularités anatomiques et les caractéristiques de la coquille.

Muscle adducteur. — Impression musculaire. — La masse viscérale de l'animal est relativement petite et occupe une faible portion de la cavité intervalvaire, sous la ligne cardinale. C'est la raison pour

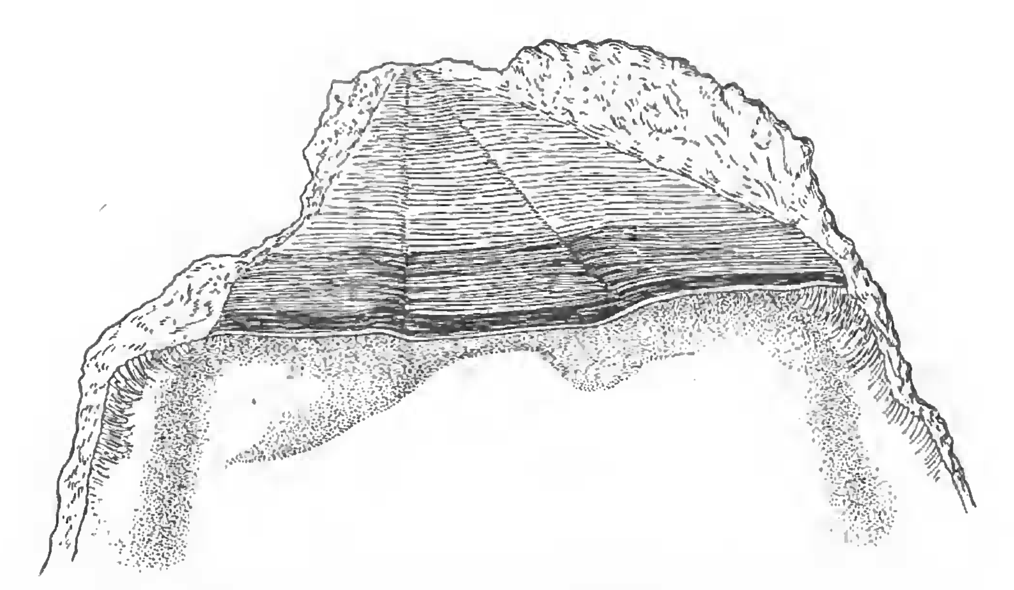


Fig. 2. — Portion de valve gauche de *P. hyotis* (L.). Exemplaire âgé à ligne cardinale longue et presque rectiligne avec canelures marginales antérieures ; talon haut à surface presque plane (grand. nat., réd. 1/3).

laquelle, comme chez la plupart des espèces du genre, la trace du muscle adducteur, sur la face interne des valves est, le plus souvent, beaucoup plus près de la ligne cardinale que du bord postérieur des valves. Nous en possédons un très grand exemplaire de 23 cms sur 20 cms dont la bordure antérieure de l'impression musculaire est à

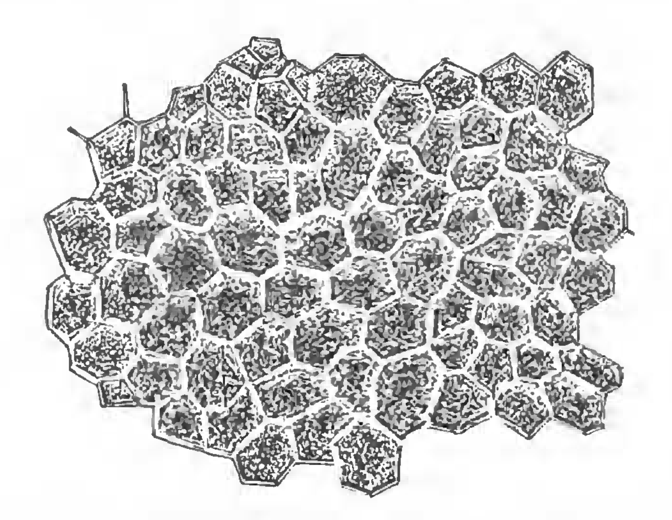


Fig. 3. — Portion de chambre crayeuse vacuolaire de *P. hyotis* (L.) (× 40).

25 mm. seulement de la ligne cardinale ; l'impression musculaire a 60 mm. de haut sur 70 mm. de large. Toutefois, on trouve des échantillons plus longs que larges ; dans ce cas, l'impression est relativement plus éloignée de la ligne cardinale. La masse viscérale n'en est pas plus haute pour cela ; seul le capuchon céphalique a une longueur

plus grande. Je donne ci-dessous, les mesures prises sur des échantillons actuels et fossiles provenant des régions les plus variées. Elles

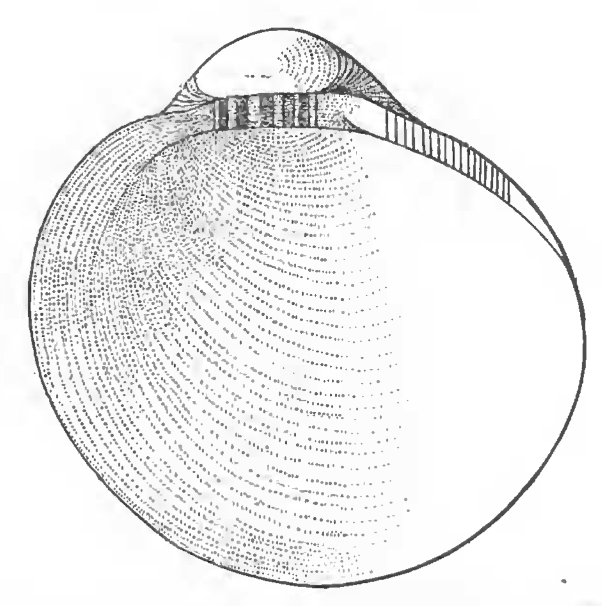


Fig. 4. — Valve gauche de la prodissoconque de *P. hyotis* (L.) montrant sa charnière double. (× 340, réd. 1/2).

donnent le rapport entre la distance du milieu de la ligne cardinale au centre de l'impression musculaire et celle du milieu de la ligne cardinale au bord postérieur médian de la valve inférieure.

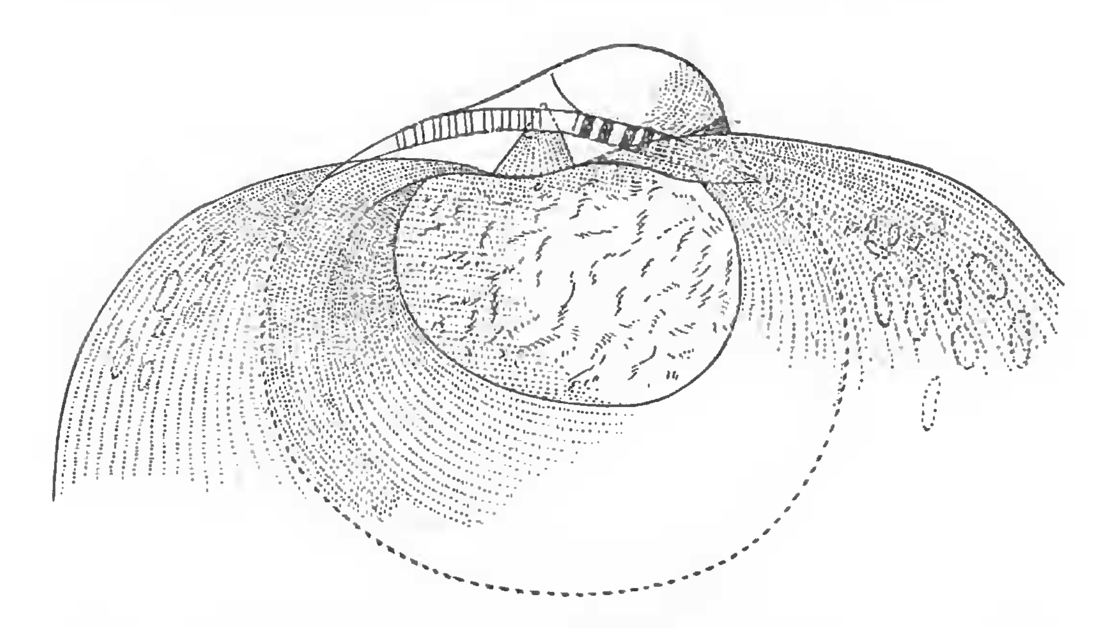


Fig. 5. — Valve droite de la jeune dissoconque de *P. hyotis* (L.) montrant la charnière double de la prodissoconque, la naissance de l'aire ligamentaire de la dissoconque, les premières chambres crayeuses vacuolaires dans la coquille nouvelle, et la membrane calcaire obturant la cavité umbonale de la prodissoconque (× 340, réd. 1/2).

Distance du milieu de la ligne card. au centre de l'impression musculaire (en mm.)	Distance du milieu de la ligne cardinale au bord postérieur de la coquille (en mm.)	Rapport.
I	II	III
	1° Actuelles.	
55	200	0,27
40	140	0,28
35	118	0,29
65	210	0,30
40	125	0,32
50	150	0,33
40	115	0,34
50	140	0,35
30	85	0,35
27	68	0,39
70	175	0,40
40	95	0,42
80	180	0,44
28	60	0,46
65	125	0,52
	2° Fossiles.	
35	95	0,36
35	90	0,38
28	70	0,40
65	155	0,42
63	140	0,45

Le rapport moyen est de + 0,3 — 0,4 ; on trouve très exceptionnellement 0,5.

L'impression musculaire est typiquement ronde, de dimensions très variables, mais en général assez grande, rarement très petite. Elle peut être aussi ovale et même semi-lunaire. Dans les exemplaires plus longs que larges, elle est parfois déformée et beaucoup plus haute que large. Sa position, par rapport aux bords ventral et dorsal, est variable. Elle est centrale ou sub-centrale dans les échantillons aussi larges que hauts ; elle est nettement dorsale dans les échantillons plus longs que larges (forme *Virleti)*. Sa surface est, le plus souvent, dans le plan de la paroi intérieure de la valve, mais quelquefois sa bordure postérieure est plus élevée que l'antérieure car sa portion postérieure recouvre, dans ce cas, une épaisse couche crayeuse. Toutes ces variations sont en relation avec les conditions du milieu immédiat dans lequel a véeu l'échantillon.

Manteau, limbe, canelures. Par contre, le manteau a de grandes dimensions par rapport à la masse viscérale ; il la déborde très

largement. Chez les Gryphées, en général, le manteau libre déborde très légèrement la masse viscérale du côté dorsal d'où formation d'une coquille longue et étroite. Ici, au contraire, le bord dorsal libre du manteau est assez large d'où formation d'une coquille parfois très large. La coquille reste étroite lorsque, pour des raisons de milieu immédiat, cette bordure ne peut être fonctionnelle. D'autre part, le manteau possède un très large bourrelet marginal pouvant s'étaler considérablement. Ce dernier secrète les couches périostracales et prismatiques, mais aussi de la substance crayeuse. Ceci explique l'existence du limbe si caractéristique des Pycnodontes, sur les valves desquels on le rencontre très fréquemment (Fig. 1). Il est le plus souvent, recouvert d'une couche crayeuse vacuolaire uniforme, mince, parfois sans solution de continuité, ce qui donne à ces coquilles un aspect si particulier. Mais il est évident que ce limbe est l'expression d'un prolongement extrême des valves. Dès que le manteau se contracte, il abandonne la surface du limbe, qu'il recouvre à son retour d'une couche crayeuse vacuolaire. Lorsque l'animal est contracté, les limbes des deux valves s'accolent étroitement. La cavité intervalvaire occupée par l'animal est, par suite, extrêmement réduite par rapport à la surface interne totale des valves.

La bordure palléale est convexe dès son départ de l'extrémité de la ligne cardinale palléale ; son bourrelet marginal s'étale dès le départ, en dehors des deux côtés de l'angle formé par l'aire ligamentaire du plateau antérieur des coquilles. Il en résulte, lorsque cette portion est fonctionnelle, une tendance à former des oreillettes dorsale et ventrale. Les canelures du bord antérieur des valves sont secrétées par ce bourrelet marginal ; elles se trouvent donc en dehors des côtés de l'angle ci-dessus. Cette situation des canelures doit être notée, car elle n'est pas la même chez toutes les espèces du genre.

3° Variations de la coquille en rapport avec le milieu.

Les coquilles des espèces de ce genre, comme de toutes les huîtres, sont très polymorphes. La forme générale peut être ici sub-orbiculaire, sub-quadrangulaire ou triangulaire, sub-gryphoïde.

Lorsque l'animal vit en profondeur, ou d'une manière générale dans des eaux relativement calmes et qu'aucun obstacle ne s'oppose au fonctionnement de toute la bordure de son manteau, les valves sont presque aussi larges que longues, pouvant atteindre jusqu'à 25 cms de diamètre si les conditions de température, salinité, nutrition sont favorables. Elles ont alors la forme de celles de *Pecten jacobeus*, sans les oreillettes. Dès qu'un obstacle latéral s'oppose au fonctionnement du manteau, la croissance se fait en longueur et les valves sont plus longues que larges (forme « *Virleti* »), pouvant atteindre une forme nettement gryphoïde. Cependant le rétrécisse-

ment porte le plus souvent sur la portion antérieure seulement ; la portion postérieure, dès qu'elle est libérée de l'obstacle, s'élargit fortement. Chez les échantillons côtiers, courts, la bordure postérieure de la valve inférieure se redresse, souvent verticalement (forme « *panamensis* »). Mais la forme côtière peut avoir aussi un aspect lamellaire, largement étalé sur son support.

Voici quelques dimensions d'échantillons d'origines variées :

Long. totale avec le talon (en mm.) I	Largeur (en mm.) II	Long. totale avec le talon (en mm.) I	Largeur (en mm.) II	Long. totale avec le talon (en mm.) I	Largeur (en mm.) II
1° *Huîtres aussi longues que larges.*					
270	220	185	180	135	120
250	230	170	170	125	130
250	280	160	140	80	85
220	250	160	145	63	60
200	190	140	150	52	48
2° *Huîtres plus longues que larges.*					
230	180	200	125	130	80
220	140	130	100	100	70
220	130	130	85		

L'épaisseur des valves est également très variable. Elles sont parfois très minces, comme des feuilles, et par conséquent très légères. C'est le cas de la forme « *imbricata* », avec ou sans couches crayeuses, et des jeunes échantillons. Dans la forme « *imbricata* », les couches conchyliennes sont très fines ; l'animal n'a pas trouvé les éléments d'une sécrétion abondante. C'est le résultat d'une vie fixée sur un support, bien au-dessus du fond. Il existe tous les intermédiaires entre celles-ci et les valves extraordinairement épaisses (7 cms) de certains échantillons où les couches sub-nacrées et crayeuses, sont abondantes. Leur poids peut atteindre plusieurs kilogrammes. Cette espèce acquiert, en effet, dans le Pacifique, une forme géante qui en fait une des plus grosses huîtres connues.

La ligne cardinale possède une longueur dont la variabilité est déconcertante (Fig. 1 et 2). L'aire ligamentaire, triangulaire, peut donc avoir un angle au sommet très variable : presque droit à très aigu. A une ligne cardinale longue correspond une valve large, mais une valve très large peut avoir une ligne cardinale très courte. Voici quelques mesures de la ligne cardinale et de la longueur de la coquille sans l'aire ligamentaire :

Long. de la ligne cardinale (en mm.) I	Long. de la coquille sans l'aire ligamentaire (en mm.) II	Long. de la ligne cardinale (en mm.) I	Long. de la coquille sans l'aire ligamentaire (en mm.) II	Long. de la ligne cardinale (en mm.) I	Long. de la coquille sans l'aire ligamentaire (en mm.) II
100	180	50	185	25	110
100	190	45	155	25	95
95	200	45	130	25	70
90	125	45	105	25	65
80	145	40	110	25	60
80	170	40	100	23	80
80	150	40	150	20	115
75	160	40	80	20	90
70	190	35	125	20	85
60	120	35	110	20	80
60	100	35	9 5	20	50
55	170	35	65	18	60
55	210	30	125	15	90
55	135	30	110	15	50
55	120	30	100	13	60
50	160	30	60		

La longueur de l'aire ligamentaire (talon) est extrêmement variable. Dans nos échantillons elle varie de 10 à 87 mm. Souvent droit, le talon peut être oblique dorsalement et même très incurvé comme chez des Gryphées. L'aire ligamentaire comprend trois parties : la fossette centrale et les deux bourrelets marginaux. Le rapport des dimensions de ces trois parties est très variable. Le plus souvent elles sont presque dans un même plan, la fossette étant très peu prononcée ; par ailleurs celle-ci n'est jamais très profonde et les bourrelets plats, sont peu élevés. La ligne cardinale est le plus souvent rectiligne ; mais quelquefois la portion centrale, correspondant à la fossette ligamentaire, est convexe vers l'intérieur des valves ; cette convexité reste cependant toujours assez faible.

Les canelures marginales, de chaque côté de la ligne cardinale, sont plus ou moins longues suivant la façon dont le bourrelet palléal marginal a pu s'étaler. Elles sont en nombre variable, souvent d'une quinzaine, localisées sur une portion assez restreinte. Quelquefois cependant elles sont plus nombreuses et couvrent la moitié de la hauteur de la coquille. Plus rarement on en trouve tout le tour du limbe, chez des échantillons ayant vécu dans de mauvaises conditions. Elles sont simples ou bifurquées, rectilignes ou sinueuses. Quelques gros échantillons présentent un autre genre de canelures ; elles sont plus grosses, plus longues, rectilignes, plus espacées et distribuées sur le tiers de la hauteur des valves, mais toujours restreintes au limbe.

Les deux valves, chez les exemplaires fixés par la portion anté-

rieure seulement, peuvent être pourvues de plis parfois très légers, parfois très saillants. En général le sommet de ces plis est aigu, mais de larges échantillons aplatis, ont leurs plis arrondis au sommet. Souvent les crêtes se prolongent par des écailles incurvées ou tubulaires ou semi-tubulaires, plus ou moins longues. Lorsque les plis sont très aigus, ils donnent à la bordure des valves un aspect en dents-de-scie, ce qui les a fait rapporter au genre *Alectryonia* ou *Lopha*. On trouve des échantillons dont les deux valves possèdent des plis échinulés (Fig. 6). Il est de toute évidence que la classification des huîtres basée sur les plis des valves est tout à fait artificielle. De nombreux échantillons ne possèdent, en effet, ni crêtes ni sillons ; leurs deux valves sont parfaitement plates. Seules les zones de croissance sont assez bien distinctes les unes des autres ; le plus souvent elles sont très nettement séparées. La forme « *imbricata* » possède en général moins de plis, échinulés ou non ; mais elle peut également en être dépourvue. On trouve tous les intermédiaires entre cette forme et la forme typique.

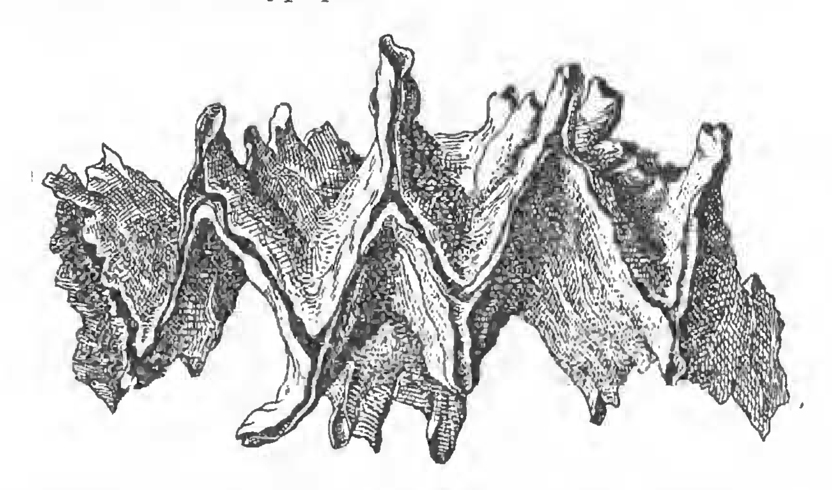


Fig. 6. — Portion de la bordure postérieure médiane d'un exemplaire de *P. hyotis*. (L.) possédant des plis en dents de scie avec prolongements semi-tubulaires. (grand nat., réd. 1/3).

Les plis peuvent être bifurqués, mais quelques-uns seulement. Ils sont au nombre de 5 à 15. Chez les gros échantillons, pesant plusieurs kilogrammes, les plis sont très élevés, à sommets aigus, sans prolongements épineux. La forme fossile « *crassicostata* Sow. » de Reuss, correspond à ce dernier cas.

Les plis partent, en général, non loin du sommet antérieur et vont sans autre solution de continuité que les lignes de croissance, jusqu'au bord postérieur. Mais souvent toute la portion antérieure et centrale de la valve supérieure est plate, la valve inférieure étant fixée largement sur une surface correspondante, puis brusquement naissent les plis ornant toute la portion postérieure médiane, ventrale et dorsale de la coquille qui se trouve en dehors de la surface de fixa-

tion. Les exemplaires largement fixés par toute la surface de la valve inférieure, ne sont pour ainsi dire pas plissés. Les échantillons côtiers, rabougris, dont les zones de croissance sont courtes et serrées les unes contre les autres, ont souvent leur bord postérieur redressé à la limite du support et la bordure des valves est en dents de scie, les plis étant extrêmement courts.

Les chambres crayeuses vacuolaires sont plus ou moins abondantes et très irrégulièrement distribuées sur les deux valves. Les formes côtières en possèdent peu et la couche sub-nacrée est plus épaisse. L'impression musculaire surplombe souvent une épaisse couche crayeuse. La cavité umbonale, sous l'aire ligamentaire, est presque toujours remplie de substance crayeuse. Quelquefois il en subsiste une, très faible. Chez certains échantillons, la couche prismatique de la valve supérieure est arrachée, les couches crayeuses sont à nu. La surface a alors un aspect spongieux ou de mie de pain finement vacuolaire.

La couleur de la coquille de cette espèce est en général pourpre foncé, mais présente aussi de nombreuses variantes du jaune rouille au brun acajou foncé. La pigmentation peut atteindre même le limbe et les couches sub-nacrées et crayeuses, à l'intérieur des valves. L'impression musculaire en général blanche, peut être pigmentée comme le reste des valves. On trouve des individus, gros et petits, complètement dépigmentés. L'origine et la nature de ces pigments reste à déterminer.

4° Répartition géographique.

C'est une espèce tropicale. Elle vit à des profondeurs de 0 à 60 mètres dans la zone des récifs coralliens et sur les fonds à huîtres perlières. Mais elle déborde un peu la région tropicale lorsque les conditions favorables à son développement se poursuivent accidentellement au-delà, par exemple sur les côtes du Japon. Elle réclame une salinité élevée. Dans la zone de battement des marées, on la trouve fixée sur les rochers où elle est à la limite de sa zone favorable. Elle est abondante dans l'Océan Indien depuis la Mer Rouge ; dans le Pacifique également : Nouvelle-Zélande, Côtes N. d'Australie, Indochine, Japon et toute l'Océanie. On la trouve aussi sur la côte américaine depuis le Golfe de Californie, (où elle est très abondante) jusqu'à Panama.

Saville Kent (Great Barrier Reef of Australia, 1892), qui l'appelle par erreur *O. crista-galli*, note : « L'espèce est essentiellement une forme d'eaux salées et est limitée dans sa distribution, aux Tropiques. Elle croît abondamment parmi les récifs de coraux du Détroit de Torrès et le système de la Grande Barrière, soit constamment immergée, soit exposée aux influences atmosphériques lors des grandes marées d'équinoxes. » Dufo H. (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, 1840)

note : « Adhère sur les madrépores dans les fonds de vase à la profondeur de 3 à 5 mètres (aux Iles Séchelles) ».

Son absence dans l'Océan Atlantique, soit aux Antilles, soit sur les côtes occidentales d'Afrique, m'a paru surprenante. Mes recherches m'ont permis d'en trouver un exemplaire provenant de la Guadeloupe. Il est étiqueté : « *O. cristata* Born, Guadeloupe, Coll. Rang, 1837. » Je peux affirmer également qu'elle existe, quoique très rare, sur la côte occidentale d'Afrique. En effet, je l'ai trouvée dans du matériel récolté par M. Serand, en 1927, à Tamaras (Ile de Los) » : deux valves inférieures de la forme « *panamensis* » sont fixées avec des coraux sur une concrétion ferrugineuse draguée de 20 à 60 mètres.

Aucun des nombreux travaux sur les Mollusques de cette côte d'Afrique n'en fait mention. Elle doit donc y être très rare. Cependant, Adanson (*Hist. Nat. du Sénégal*, 1757) rapporte son « Bajet » à *Ostreum plicatum majus* de Rumphius. Or cette dernière est, sans nul doute, *P. hyotis*, puisque Linné (édit. X, 1758, p. 704) rattache son *Mytilus hyotis* à « *Ostreum plicatum majus* » de Rumphius. D'ailleurs la description d'Adanson est précise. Le « Bajet » [1] d'Adanson est bien un *P. hyotis*. Cet auteur l'a trouvé autour des îles de la Magdelaine « où elle n'est pas fort commune », dans la zone côtière. De même le « Vétan » [1] d'Adanson, récolté au même endroit, est très certainement un *P. hyotis*. car les « 10 grosses dents triangulaires ou pliées en zigzags » du bord des valves, la couleur de la coquille et la position de l'impression musculaire ne permettent pas de le rattacher à une autre espèce. Il est également permis de penser que le « Rojel » du même auteur, n'est qu'un exemplaire déformé de *P. hyotis*.

5° P. Hyotis (L.) fossile.

Elle a présenté une extraordinaire extension au tertiaire, au miocène surtout. On l'a signalée sous différents noms que je donnerai dans mon travail définitif. Elle vivait surtout dans toute la Méditerranée ancienne, mais aussi un peu en dehors : Açores, Cap Vert, Algérie, Portugal, Bassin d'Aquitaine, Sardaigne, Italie, Bassin de Vienne, Grèce, Asie Mineure, Egypte, Côtes de la Mer Rouge, Perse, Indes, Java, Sumatra, Australie, Iles Hawaï, Californie, Floride, Antilles.

C'est au miocène, avec les riches récifs coralliens, qu'elle a été abondante en Europe, d'où elle a disparu progressivement, pour se confiner, à l'époque actuelle, dans l'Océan Indien et le Pacifique. Elle est très rare dans l'Atlantique tropical.

Laboratoire de Malacologie du Muséum.

1. M. E. Fischer a bien voulu me communiquer les types de la collection Adanson. J'ai pu vérifier que le « Vétan » et le « Bajet » sont bien effectivement des exemplaires de *P. hyotis* (L.).